The application of mycorrhiza in horticulture
Primjena mikorize u hortikulturi

Marija ZRNIĆ[1] and Ivan ŠIRIĆ[2*]

[1]Svetošimunska cesta 25, 10000 Zagreb, Croatia

[2]University of Zagreb, Faculty of Agriculture, Department of Animal Science and Technology, Svetošimunska cesta 25, 10000 Zagreb, Croatia, *correspondence: isiric@agr.hr

Abstract

This article gives a review of scientific and professional literature regarding the application of mycorrhizas in horticulture. It defines the phenomenon of mycorrhizal symbiosis and describes some of the basic features of symbiotic relationships between plants and fungi. It specifies most common types of mycorrhizas appearing in nature, their characteristics and differences considering diverse hosts, symbiotic fungi and nature of their relationship. The main objective of the article is to demonstrate the effects of mycorrhizal colonization on various agricultural, physiological and biochemical properties of horticultural crops. It also proposes an important influence of mycorrhization on plant nutrition, nutrient uptake and crop yields. Researches show that plants with mycorrhiza are more tolerant to nutrients and water stress, soil salinity and high heavy metals concentrations. Also, it has been shown that mycorrhizal symbiosis positively affects plants during attacks of foliar pathogens and plant-parasitic nematodes. These effects propose the possibility of use of mycorrhizas in sustainable agroecosystems, but the relationship between plants, mycorrhizal fungi and soil type is yet to be elucidated.

Keywords: arbuscular mycorrhiza, horticulture, sustainable agriculture

Sažetak

U ovom radu dat je pregled znanstvene i stručne literature na temu primjene mikorize u hortikulturi. Definirana je pojava mikoriznih simbioza te su pojašnjene neke od osnovnih značajki simbiotskog odnosa između gljive i biljke. Navedeni su najčešći tipovi mikorize u prirodi, njihove karakteristike i razlike s obzirom na domaćine, simbiotske gljive i prirodu odnosa. Cilj je rada literaturnim primjerima demonstrirati učinke koje kolonizacija mikoriznim gljivama može imati na razna agronomska, fiziološka i biokemijska svojstva hortikulturnih vrsta. Prikazan je pozitivan utjecaj mikorizacije na ishranu bilja i usvajanje pojedinačnih hraniva te rast i prinos kultura. Istraživanja pokazuju da mikorizirane biljke bolje podnose stres uzrokovan nedostatkom hraniva i vode te zaslanjenost i toksične koncentracija teških metala u tlu. Također, pokazan je i pozitivan učinak simbioze na kulture pri napadu

folijarnih patogena i nematoda. Navedeni učinci ukazuju na mogućnost primjene mikorize u održivim agroekosustavima, no odnosi između kultura, mikoriznih gljiva i tipova tla zahtijevaju daljnja istraživanja.

Ključne riječi: arbuskularna mikoriza, hortikultura, održiva poljoprivreda

Detailed abstract

To cope with the increase in demand for its products due to a growing human population, modern horticulture relies on high inputs and practices, such as application of mineral fertilizers, plant protection agents and extensive use of irrigation. One of the strategies that could be applied to create more sustainable agroecosystems and consequently reduce the need for external inputs, is the application of mycorrhizal fungi in horticultural production. This article aims to provide evidence for the claim that mycorrhizas can be utilized in order to achieve a wide array of benefits for horticultural crops. In this review mycorrhizas are presented as a naturally occurring phenomenon, most commonly beneficial for plants, especially under unfavorable conditions. Mycorrhiza is a symbiosis between higher plants and mycorrhizal fungi, that takes place in plant roots, in which plants provide organic assimilates, while fungus absorb and translocate inorganic compounds to the plant. Although not all plants form mycorrhizas, they are important for most horticultural crops. With the first two types being of the biggest economic and ecological value, most common types of mycorrhizas are arbuscular mycorrhiza (AM), ectomycorrhiza (EM), orchid mycorrhiza and ericoid mycorrhiza. This means mycorrhiza affects crops such as fruit trees, grapevine, vegetable and medicinal species, ornamental trees, shrubs and flowers. Each mycorrhizal type is characterized by specific morphological patterns and metabolic processes in their colonization – an example would be the difference in cell penetration between AM and EM fungi. As endomycorrhizal symbionts, AM fungi form arbuscules, where exchange of materials with the plant occurs intracellularly, while the ectomycorrhizal fungi of EM communicate with the plant intercellularly by forming a Hartig net extending from the sheath enveloping the roots. Even though mycorrhizas are generally regarded as a positive influence on crop growth and development, it is also noted that some plants respond negatively to colonization, and that the relationship can change during the course of the partnership. Nonetheless, the symbiosis between plants and fungi commonly has a positive influence on crop yields due to enhanced uptake of plant nutrients, especially phosphorus. The positive effect is mostly attributed to a larger volume of soil that can be explored by fungi. Mycorrhizal fungi employ several mechanisms to gain access to the nutrients and to translocate otherwise unavailable nutrients such as nitrogen, zinc, copper, manganese, sulfur and various soil cations such as K^{+}, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Fe^{3+} to the plant. This property of mycorrhizas may improve nutrient status of plants even under low nutrient concentrations in soil, thus it has the potential to improve yields under nutrient deficiency conditions. Colonization can also be beneficial when applied to sterilized soils, where there is no native population of mycorrhizal fungi. It is reported that mycorrhiza helps plants cope with abiotic and biotic stress such as nutrient and water deficiency, soil salinity and heavy metal toxicity, which allows plant production

under otherwise severe limitations. Colonization shows beneficial effects on plants under drought conditions due to better regulation of stomatal activity and hydraulic properties of roots and more efficient transport of water between plant cells. Mycorrhizas can also alleviate adverse effects of soil salinity by enhancing the uptake of potassium (K), calcium (Ca) and magnesium and regulating K/Na and Ca/Na ratio in the plant. This way, plants are better adapted to osmotic stress and have a higher photosynthetic and water use efficiency. Additionally, by tolerating a wide range of heavy metals in soil and utilizing passive and active molecular processes to attain homeostasis, mycorrhizal fungi are responsible for better adaptation of plants with mycorrhiza to heavy metals toxicity. Symbiotic plants also demonstrate better performance under attacks of foliar pathogens such as *Botrytis cinerea*, herbivorous insects and plant-parasitic nematodes. Possible mechanisms responsible for the protection against nematodes could be induced systemic resistance, increased tolerance, direct competition and changes in rhizosphere interactions. Many of the discussed limitations for plant production are expected to become even more prominent and widespread due to the world's changing climate. Having in mind that agricultural yields are expected to remain at a high level in order to feed a growing population and that sources for mineral fertilizers (such as phosphate-bearing ores) are finite, there is a rising pressure on scientists and farmers to find new strategies and production techniques that will make agriculture more sustainable and resilient to global changes. Reviewed literature makes a strong case for the application of mycorrhiza in horticulture, as it could help farmers achieve these goals using the following approaches. Firstly, where the populations of mycorrhizal fungi have been reduced or eradicated by the use of standard agricultural practices such as tillage and sterilization, they could be re-introduced using mycorrhizal inoculum. When deciding on the inoculum species, in addition to plant host compatibility, the soil type needs to be considered to achieve consistent results. Another proposed strategy for mycorrhiza in horticulture is to optimize native populations of fungi in soils.

Uvod

Mikorizne simbioze pronašle su put od biološkog fenomena do biotehnologije primjenjive u obliku komercijalnih preparata za različite namjene. U prirodnim ekosustavima prisutna simbioza između gljiva i korijenja viših biljaka pokazala se karikom koja nedostaje u razumijevanju ishrane bilja te mehanizama obrane biljaka od stresa (uzrokovanog abiotskim čimbenicima, sušom, salinitetom i teškim metalima) i napada biljnih štetočinja. Mikoriza pogoduje biljkama pružajući im veću otpornost i vigor te stečenu tolerantnost na biološke napade i ekstremne abiotske uvjete (Novak, 1997). Također, posrednik je između biljnog korijena i teško dostupnih biogenih elemenata u tlu, omogućavajući tako dostatnu ishranu bilja u tlima siromašnima hranivima (Krishnakumar i sur., 2013). Uzevši u obzir trenutne trendove u intenzivnoj poljoprivredi i hortikulturi, očita je nužnost pronalaska održivih uzgojnih praksi koje bi na najmanju moguću razinu snizile mineralnu gnojidbu, ekstenzivnu uporabu vode i primjenu kemijskih pripravaka za zaštitu bilja. Rastuća populacija ljudskog stanovništva nameće poljoprivrednicima odgovornost za njihovu prehranu. Budući da su zemljišni resursi konačni, postavlja se pitanje na kojim površinama proizvoditi hranu za milijarde, s obzirom na to da se tla s ograničenjima

poput zaslanjenosti, nedostatka vode, opterećenja teškim metalima i niske biogenosti ne smatraju povoljnima za poljoprivredu. Ograničenost kvalitetnih tala pogodnih za proizvodnju stvara pritisak na prenamjenu postojećih biotopa, bilo krčenjem šuma bilo poljoprivrednim melioracijama. Napretkom znanstvenih spoznaja o mikorizi, dovodi se u pitanje nužnost takvih, po okoliš ekstremnih zahvata. Primjena mikoriznih pripravaka pronalazi svoje mjesto u hortikulturnoj proizvodnji. Njihovom je upotrebom, uz smanjenje suvišnih unosa različitih krmijskih pripravaka na proizvodnu površinu, moguće smanjiti negativni utjecaj poljoprivrede na okoliš te stvoriti održivije agroekosustave koji su prinosima u stanju pratiti rastuće potrebe. Budući da se suvremena hortikultura za ostvarenje visokih i stabilnih prihoda oslanja na visoka ulaganja u proizvodnju (poput mineralnih gnojiva, sredstava za zaštitu bilja i sustava navodnjavanja), a zbog rasta stanovništva i pritiska na zajedničke resurse te radi očuvanja okoliša, potrebno je pronaći pristup uzgoju koji je što više samoodrživ. Kao jedna od strategija stvaranja održivih agroekosustava mogla bi biti ciljana primjena organizama prisutnih u prirodnom okolišu većine biljaka – mikoriznih gljiva. Cilj je rada pojasniti karakteristike mikoriznih gljiva, opisati njihovu ulogu u prirodi i poljoprivredi te prikazati na koji način mogu pozitivno utjecati na neke biljne vrste koje se uzgajaju u hortikulturi.

Mikoriza

Mikorizu se može definirati kao simbiozu između biljaka i gljiva lokaliziranu u korijenu, u kojoj anorganske tvari putuju iz gljive u biljku, a asimilati (organski spojevi) iz biljaka u gljivu (Novak, 1997). Uz nekoliko izuzetaka, gljive za opskrbu organskim ugljikom u cjelosti ovise o biljkama (Brundrett, 1991).

Smith i Read (2008) navode da su glavni organi kojima kopnene biljke usvajaju hraniva mikorize, a ne korijenje. Postoje biljke koje nemaju afiniteta udruživati se u mikorizu – amikotrofne i one koje ju uspješno uspostavljaju – mikotrofne. Pretpostavlja se da je samo mali broj biljnih vrsta amikotrofan (Novak, 1997). Mikorizni status mnogih biljaka nije poznat, ali od 6.507 proučenih vrsta, samo 18% ne tvori mikorizne simbioze (Pringle i sur., 2011). Značajne amikotrofne kulture pripadaju porodicama *Cruciferaceae* (*Brassicaceae*; kupus, brokula, gorušica), *Chenopodiaceae* (špinat, cikla), *Cyperaceae* (šaš) te *Caryophyllacea*e (karanfili) (Menge, 1985). Premda su mnoga eksperimentalna istraživanja pokazala kako biljke i simbiotske gljive imaju korist od recipročne razmjene minerala i organske tvari i zato se za mikorize često smatra da su klasični primjeri mutualizma (Johnson i sur., 1997), mikorizna infekcija može djelovati i negativno, ovisno o genetskim čimbenicima te čimbenicima tla (Novak, 1997). S obzirom da ne daje uvijek pozitivne utjecaje na rast biljaka, stoga u eksperimentalnim se uvjetima mikorizne gljive ponekad mogu doimati kao funkcionalni paraziti (Gregory, 2006). Postoji široki spektar mogućih reakcija biljaka na mikoriznu kolonizaciju koji variraju od pozitivnog, preko neutralnog pa do negativnog (Johnson i sur., 1997), a odnos se može i mijenjati tijekom trajanja partnerstva između biljke i gljive (Smith i Read, 2008).

Tipovi mikoriznih simbioza

Prema Smith i Read (2008), mikorize se dijele na sljedeće tipove: arbuskularna, arbutoidna, monotropoidna, erikoidna, mikoriza orhideja, ektomikoriza i ektoendomikoriza.

Najčešće su:

(I) (vezikularno) arbuskularna (VAM ili AM) kod koje Zygomycete proizvode arbuskule, hife i vezikule unutar stanica primarne kore korijena,

(II) ektomikoriza (ECM), kod koje Basidiomycete i druge gljive tvore plašt oko korijenja i Hartigovu mrežu između stanica korijena,

(III) mikoriza orhideja kod koje gljive tvore zavojnice hifa unutar korijenja ili stabljika orhideja

(IV) erikoidna mikoriza kod koje se zavojnice hifa nalaze u vanjskim stanicama uskih korijenovih dlačica biljaka reda *Ericales* (Brundrett, 1991).

Arbuskularne su mikorize (AM) najčešći tip mikoriza koji se javlja na približno 80% kopnenih biljaka – stablima, grmlju, zeljastim biljkama i travama (Gregory, 2006). Ne pojavljaju se kod nekih biljaka iz porodica *Amaranthaceae, Pinaceae, Betulaceae, (Brassicaceae), Chenopodiaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Proteaceae* i *Polygonaceae* (Habte, 2000). Jedna od upečatljivih značajki gljiva arbuskularne mikorize (AMF) jest širok raspon domaćina koji obuhvaća kritosjemenjače iz gotovo svih porodica, a njima je čak kolonizirano i korijenje nekih vodenih biljaka (Sullia, 1991). Povećani rast biljaka zbog arbuskularne mikorize zabilježen je kod pamuka, kukuruza, pšenice, djeteline, ječma, krumpira, ukrasnih biljaka (Menge, 1985), te povrtnih vrsta iz različitih porodica: *Alliaceae* (luk, poriluk, češnjak), *Apiaceae* (mrkva), *Asteraceae* (salata), *Cucurbitaceae* (krastavac), *Fabaceae* (grah, grašak), *Solanaceae* (rajčica, paprika). Simbioza s AMF posebno je značajna za vrste poput mrkve, koja ima iznimno kratke korijenove dlačice, kako bi se proširila zona usvajanja hraniva oko korijena (Baum i sur., 2015). AMF mogu povećati apsorptivnu površinu korijena domaćina i do 10 puta, a učinkovitost apsorpcije slabo pokretljivih hraniva i do 60 puta (Menge, 1985).

Gljive arbuskularne mikorize (AMF) sudjeluju u suzbijanju biljnih bolesti i infekcija nematodama. Mogu stimulirati proizvodnju hormona kod biljaka, povećati razinu klorofila u listovima i otpornost biljaka na vodni stres, zaslanjenost, aciditet tla i toksicitet uzrokovan teškim metalima te potpomoći poboljšanje strukture tla. (Habte i Osorio, 2001). Glikoprotein glomalin kojeg proizvode snažno je vezivo čija depozicija na čestice tla dovodi do stvaranja i stabilizacije agregata. Bolja struktura tla povećava dostupnost vode u tlu u uvjetima vodnog stresa, te se primjena mikoriznih gljiva može smatrati biološkim poboljšavanjem strukture i drugih značajki tla (Krishnakumar i sur., 2013).

Kod AM gljive prodiru u stanice primarne kore korijena i tvore nakupine tanko razdijeljenih hifa poznatijih kao arbuskule. Smatra se da su arbuskule mjesta izmjene tvari između biljke domaćina i gljive. Također, ponekad stvaraju i vezikule, organele različitih oblika omeđene membranom koji se nalaze unutar ili izvan stanica. Vezikule obično služe kao spremišne strukture, a kada su stare, mogu služiti i za razmnožavanje (Habte, 2000). Dijagnostička obilježja ovog tipa mikorize, vezikule, arbuskule i krupne spore dale su joj raniji naziv *vezikularno* arbuskularna mikoriza,

no s obzirom na to da se vezikule ne pojavljuju uvijek, neki znanstvenici već dugo preferiraju pojam arbuskularna mikoriza (AM) (Habte, 2000).

Prijašnje taksonomske podjele AMF temeljile su se uglavnom na morfologiji spora, karakteristikama njihove tvorbe i strukturi stijenke. Međutim, novija se taksonomija vodi molekularnim filogenetskim alatima, pa su danas prihvaćena tri razreda AMF; *Archaeosporomycetes, Glomeromycetes* i *Paraglomeromycetes*, pet redova: *Archaeosporales, Diversisporales, Gigasporales, Glomerales i Paraglomerales*, 14 porodica, 29 rodova i otprilike 230 vrsta (Oehl i sur., 2011). Tako su neke od najprostranjenijih i najpoznatijih vrsta, primjerice *Glomus mosseae* i *Glomus intraradices,* prema Schüßleru i Walkeru (2010*)* smještene u rodove *Funneliformis* (*Funneliformis mosseae*) i *Rhizophagus (Rhizophagus irregularis).*

Ektomikorizne gljive (ECM) većinom pripadaju Basidiomycetama (npr. *Amanita muscaria, Hebeloma cylindrosporum, Laccaria bicolor, Paxillus involotus, Pisolithus tinctorius, Suillus bovinus, Xerocomus badius*), no pripadaju im i neke Ascomycete (*Tuber borchii, Cenococcum geophilum, Scleroderma hypogaeum*) (Bücking i sur., 2012).

U ovoj skupini gljiva vlada velika raznolikost, o čemu svjedoče preference prema domaćinu, njihova metabolička raznolikost te različite reakcije na okolišne uvjete (Brundrett, 1991). Domaćinima mogu biti drvenaste višegodišnje biljke, drveće i grmlje hladnih, umjerenih borealnih ili planinskih šuma te vrste iz arktičkih alpskih zajednica grmlja. Iako je broj tih vrsta relativno malen (približno 3%), ova skupina obuhvaća biljke velikog globalnog i ekonomskog značaja, zahvaljujući velikoj površini kopna koje pokrivaju kao glavni izvori drvne građe. Većinu domaćina ne koloniziraju isključivo gljive ECM – mnoge vrste, poput *Populus, Salix, Betula i Fagus* tvore i AM interakcije (Gregory, 2006).

Kod ektomikorize, gljive napadaju primarnu koru korijena domaćina bez da prodiru u njezine stanice. Glavne dijagnostičke značajke ovog tipa mikorize su stvaranje:

(I) mreže hifa unutar korijena poznatije kao Hartigova mreža, između stanica primarne kore

(II) debelog sloja hifa na površini korijena poznatijeg kao plašt ili omotač, koji prekriva korijenje (Gregory, 2006).

Infekcija ektomikoriznim gljivama često dovodi do promjena na korijenu koje su vidljive golim okom. Korijenje kolonizirano gljivama deblje je i razgranjenije od nekoloniziranog te drugačije obojeno (Habte, 2000).

Među mnogim tipovima mikoriznih asocijacija, ektomikoriza i arbuskularna mikoriza su od najvećeg ekonomskog i ekološkog značaja (Habte, 2000). Usporedba nekih njihovih značajki prikazana je u Tablici 1.

Tablica 1. Usporedba usvajanja hraniva putem ektomikorizne i endomikorizne simbioze arbuskularnog tipa (prema Bücking i sur., 2012)

Table 1. Comparison of nutrient uptake mechanisms in ECM and AM interactions

Karakteristike Characteristics	ECM simbioze EM symbiosis	AM simbioze AM symbiosis
Način života gljive Fungal life style	Fakultativni saprofiti Facultative saprophyte	Obligatni biofiti Obligate biophyte
Strukturne sastavnice Structural components	Plašt, Hartigova mreža, vankorijenski micelij Mantle, Hartig net, and ERM	Arbuskule, ERM, kod nekih tipova vezikule Arbuscules, ERM, vesicles in some types
Prodiranje Penetration	Isključivo međustanično Exclusively intercellularly	Unutarstanično i međustanično Intercellularly and intracellularly
Put usvajanja hraniva Nutrient uptake pathway	Pretežito preko mikorize Mycorrhizal pathway	U teoriji i biljkom i mikorizom, kod mikoriziranog korijenja može dominirati mikorizni put Theoretically plant and mycorrhizal pathway, but mycorrhizal pathway can dominate nutrient uptake in mycorrhizal roots
Doprinos ishrani biljaka Contribution to plant nutrition	Osobito značajne za ishranu dušikom, značajan doprinos ishrani fosforom Particularly important for N nutrition, but also significant contributions to P nutrition	Osobito značajne za ishranu fosforom Particularly important for P nutrition
Izvor hranjiva gljiva Fungal nutrient resources	Učinkovito usvajaju hraniva iz anorganskih i organskih oblika Efficient uptake of inorganic and organic nutrient resources	Prevladava usvajanje hraniva iz anorganskih oblika Uptake predominately of inorganic nutrient resources

Osim zbog svoje estetske vrijednosti u hortikulturi, orhideje su zanimljive i iz aspekta mikorize, budući da im je u prirodi za klijanje potrebna mikorizna gljiva koja potpomaže njihov razvoj (Rasmussen i sur., 2015). Danas je moguće asimbiotski vršiti naklijavanje sjemena koristeći Knudsonov medij, te se većina orhideja proizvodi na taj način, daljnjim kloniranjem iz meristema (Watkinson, 2002).

Sjeme orhideja malo je i bez rezervi, stoga za klijanje ovisi o kolonizaciji mikoriznim gljivama - tako nastaje heterotrofni klijanac bez klorofila, protokorm (Selosse, 2014), prvi organ kojeg razvija mlada orhideja. Simbionti mogu biti saprofiti, ektomikorizne gljive ili neki patogeni, što znači da izvorom ugljika za orhideju mogu biti neživi biljni ostaci ili eksudati žive biljke. Neki mikobionti mogu tvoriti ektomikoriznu simbiozu na obližnjem drveću te mikoriznim putem prenositi asimilate do sjemena orhideje (Rasmussen i sur., 2015).

U prirodi, orhideje su u simbiozi s Ascomycetama i Basidiomycetama (iz redova *Cantharellales, Sebacinales, Agaricales, Atheliales, Auriculariales, Corticiales, Hymenochaetales, Polyporales, Russulales, Thelephorales, Agaricomycetes* – Basidiomycota, *Mytilinidiales, Pezizales* – Ascomycota) (Rasmussen i sur., 2015) koje u stanicama tvore guste zavojnice micelija zvane pelotoni, za koje se pretpostavlja da su prilagodbe na stanicu domaćina. Pelotone okružuje membrana slična plazma membrani te interfacijalni matriks materijal (Watkinson, 2002). Tvorba pelotona kriterij je kojim se određuje je li došlo do stvaranja ovog tipa mikorize (Rasmussen i sur., 2015).

Erikoidna se mikoriza pojavljuje na biljakama iz porodica *Ericaceae, Epacridaceae i Empetraceae*, koje tipično imaju vrlo tanko korijenje sa jednim ili dva sloja kortikalnih stanica i bez korijenovih dlačica. Gljive (uglavnom *Ascomycete* i neke *Basidiomycete*) tvore labavi površni pokrivač hifa, prodiru u epidermalne stanice i tamo tvore guste komplekse. Za razliku od AM i ECM gljiva, ove su gljive ekološki specijalizirane i čini se da ne koloniziraju druge biljne porodice (Gregory, 2006). Identificirane gljive erikoidne mikorize su Ascomycete poput *Hymenoscyphus (Pezizella), Myxotrichum* i *Gymnascella* (Brundrett, 1991), Basidiomycete iz reda *Sebacinales*, a istraživanje Vohník i sur. (2012) sugerira i dosad neopisanu vrstu Basidiomyceta nalik na vrste iz redova *Trechisporales* i *Hymenochaetales*.

Učinci mikorize na neke hortikulturne biljke

Za uspješnu proizvodnju, visoke i stabilne prinose u hortikulturi, potrebno je biljkama osigurati optimalne uvjete s obzirom na njihove pojedinačne zahtjeve. Pritom su od naročite važnosti ishrana bilja i opskrba svim esencijalnim makro- i mikroelementima, navodnjavanje, zaštita od bioloških napada štetočinja iz tla i zraka te ekstremnih abiotskih uvjeta poput ekstremnih temperatura, suše i sl. Za proizvodnju mogu biti ograničavajući čimbenici tla poput onečišćenja teškim metalima i erozije zbog neodgovornog gospodarenja tlom. Međutim, mikorizacija može poboljšati ishranu domaćina, zaštititi biljke od patogena, stresa uzrokovanog sušom u aridnim i semiaridnim predjelima, umjerenog vodnog stresa, kod periodičnih poplava te poboljšati agregaciju tla (García i Mendoza, 2009). Nadalje, može povećati tolerantnost biljke na toksičnost teških metala te napade patogena i biljojeda. Navedne dobrobiti mogu rezultirati povećanom produkcijom biomase i boljom sposobnosti kompeticije (Gaur i Varma, 2007). Također, mikoriza može djelovati kao bioregulator, biognojivo (bio-fertilizer) i biološka zaštita (bioprotector), te omogućiti proizvodnju zdravih biljaka visoke kvalitete s niskim kemijskim unosima (Aka-Kaçar i sur., 2010). Ipak, Rillig i sur. (2016) ističu kako su mikorizne gljive uključene u kompleksne biotske interakcije u tlu te dinamično reagiraju na mnoštvo faktora, što znači da nije moguće pronaći jedno rješenje koje bi se moglo primijeniti u

svim situacijama. Na temelju analize podataka na povrtnim kulturama, Baum i sur. (2015) navode da su genotip domaćina i genotip gljiva arbuskularne mikorize te njihove interakcije ograničavajući za potencijalno povećanje rasta i kvalitete biljaka domaćina, stoga profitabilnost inokulacije ovisi o selekciji i optimizaciji inokuluma. U sljedećim će odlomcima biti prikazano na koji način mikorizacija može utjecati na neka agronomska, fiziološka i biokemijska svojstva hortikulturnih biljaka u različitim uzgojnim uvjetima.

Utjecaj mikorize na ishranu bilja

Kao što je već prikazano u Tablici 1, ektomikoriza je posebno važna za simbiotsko usvajanje dušika. Smatra se da ektomikorizne gljive biljakama omogućuju veći pristup organskom dušiku vezanom u hitin, proteine i tanine, dok gljive arbuskularne mikorize zbog svoje ograničene hidrolitičke i antioksidativne sposobnosti većinom pristupaju dušiku iz aminokiselina ili mineralnog porijekla (Mayor i sur., 2014). Oba tipa mikoriza pridonose i ishrani fosforom, što je od osobitog značaja kod endomikorize arbuskularnog tipa.

Teorija koja objašnjava povećano usvajanje fosfora mikoriziranim korijenjem pripisuje se hifama gljiva koje se prostiru izvan korijena biljaka. Gljiva može usvojiti ione, translocirati ih u unutrašnji micelij i prenijeti ih domaćinu te tako zaobići spori proces difuzije u tlu. Mehanizam nalikuje onom korijenovih dlačica, samo što se hife prostiru nekoliko centimetara od površine korijena. Rast hifa zahtijeva manji utrošak ugljika po jedinici apsorbirajuće površine od korijena, a njihov manji promjer omogućuje pristup korijenu nedostupnim porama tla, te tako povećava i dostupni volumen. Posljedično, dotok fosfora je tipično dva do pet puta veći nego kod nemikoriziranih biljaka. Također, vjerojatno je da su u odnosu na korijen hife učinkovitije pri kompeticiji s ostalim mikroorganizmima te da im je kinetika usvajanja fosfora drugačija, zbog čega je moguće veće usvajanje pri niskim koncentracijama fosfora u otopini tla (Gregory, 2006). Uz to, AM gljive mogu otopiti značajne količine fosfora koristeći oksalnu kiselinu i enzim fosfatazu koji ima visoke konstante kompleksiranja za željezo, aluminij i kalcij koji u kiselim (Fe i Al) i karbonatnim tlima (Ca) vezuju anorganski P te ga čine nepristupačnim biljci (Krishnakumar i sur., 2013).

Osim fosfora, AM kod biljaka može stimulirati apsorpciju cinka (Zn), bakra (Cu), mangana (Mn) (Menge, 1985), sumpora (S) (Berruti i sur., 2015) te drugih mineralnih kationa porijeklom iz tla (K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Fe^{3+}) (Krishnakumar i sur., 2013).

Učinak mikorize na rast kultura u tlima siromašnim hranivima

S obzirom da je u kontroliranim uvjetima odgovor biljaka na kolonizaciju AMF najveći pri srednjim, a malen pri vrlo niskim i vrlo visokim vrijednostima koncentracije fosfora u tlu, mnoga su se istraživanja usmjerila na ispitivanje mikoriznih međuodnosa u suboptimalnim uvjetima (Gregory, 2006). Temeljem rezultata poljskog pokusa na luku, salati i celeru, Novak (1997) zaključuje da se sadnjom presadnica s korijenjem potpuno mikoriziranim inokulacijom gljivom *Glomus etunicatum* (*Claroideoglomus etunicatum,* Schüßler i Walker, 2010) u tlima sa malim ili srednjim sadržajem fosfora,

u uvjetima bez gnojidbe, zaštite i navodnjavanja mogu ostvariti prinosi primjereni organsko-biološkoj proizvodnji.

U Tablici 2 prema Rouphael i sur. (2015) vidljivo je da su biljke iz različitih porodica (*Rutaceae, Solanaceae, Asteraceae, Balsaminaceae*) i s različitim ciljem uzgoja ostvarile pozitivan utjecaj nakon inokulacije mikoriznim vrstama. Mikorizirane biljke učinkovitije su translocirale makro- i mikroelemente u nadzemni dio od nemikorizirane kontrole u uvjetima pomanjkanja nekih hraniva.

Tablica 2. Utjecaj inokulacije AMF u uvjetima nedostatka hraniva

Table 2. Effects of inoculation with AMF under nutrient deficiency conditions (Rouphael i sur., 2015)

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Rezultati i zaključak istraživanja Results and conclusion of research
Citrus sinensis i C. reticulata	*G. versiforme*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Inokulacija ima potencijal povećati parametre rasta, fotosintezu, koncentraciju Mg u biljnim tkivima u uvjetima niskog Mg Inoculation has the potential to increase plant growth parameters, photosynthesis and Mg concentration in plant tissues under low magnesium
Solanum lycopersicum	*F. mosseae,* *R. intraradices*	Na otvorenom/ u pokusnim loncima Open field/pot experiment	Inokulacija povećala tržni prinos rajčice, pogotovo u tretmanima s nižom gnojidbom Inoculation increased the marketable fresh yield of tomato in particular at low fertilization regimes
Capsicum annuum	*R. clarum* *Claroideoglomus etunicatum* *R. intraradices, G. etunicatum, F. mosseae, mješavina*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Inokulirane biljke pokazale veće usvajanje P i Zn od nemikorizirane kontrole, unatoč manjku tih elemenata u tlu Inoculating plants were able to increase the uptake of P and Zn content compared to the nonmycorrhizal control, despite deficiency of these elements in the soil

Tablica 2. Nastavak

Table 2. Sequel

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Rezultati i zaključak istraživanja Results and conclusion of research
Capsicum annuum	*F. mosseae*	Zaštićeni prostor Greenhouse	U uvjetima nedostatka Cu, inokulacija poboljšala rast biljaka, biosintezu pigmenata i usvajanje makroelemenata P, K, Ca i Mg Under Cu-deficient conditions inoculation enhanced plant growth, pigment biosynthesis and uptake of the macronutrients, P, K, Ca and Mg
Petunia x hybrida, Callistephus chinensis, Impatiens balsamina	*G. gigaspora i Scutellospora spp.*	Zaštićeni prostor Green house	Inokulacija mješavinom autohtonih AMF poboljšala vegetativne i generativne parametre ukrasnih vrsta. Troškovi gnojidbe P mogli bi se smanjiti na 70% Inoculation with mixed indigenous AMF improve both vegetative and reproductive parameters of the three ornamentals. With inoculation, the expenses of phosphorus fertilization could be reduced to70%

Utjecaj mikorize na rast i prinos kultura

Uz primjere iz ostatka svijeta, u daljnjem tekstu navedeni su i neki rezultati istraživanja provedenih na Sveučilištu u Zagrebu Agronomskom Fakultetu.

Primjenom *G. mosseae (F. mosseae)* na kadificu (*Tagetes patula* cv. Bounty) Ognjenović (2010) je postigao pozitivan utjecaj na razvoj listova, cvjetnih pupova i cvatova, a u supstratu inokuliranim većim udjelom inokuluma uočen je veći broj listova po biljci kadifice tijekom četvrtog i šestog tjedna nakon sjetve, no u istraživanju na pelargoniji (*Pelargonium zonale*) (Paliska-Smoković, 2016), nije bilo značajnih razlika ni u jednom mjerenom svojstvu (visina biljke, broj listova, broj cvjetnih pupova, broj cvatova) između varijante s mikorizom i bez nje. Međutim, kada se uspoređivala masa korijena, varijanta bez gnojidbe s mikorizom imala je veću masu od varijante bez gnojidbe i bez mikorize. Istraživanje Meir i sur. (2010) na eustomi (*Eustoma grandiflorum*) pokazalo je da je tretman AMF poboljšao nekoliko parametara prinosa i rasta biljke – rast, vigor, duljinu cvjetne stapke i broj tržnih cvjetnih stapki po četvornom metru, te makar ne signifikantno, broj cvjetova u cvatu i težinu cvijeta.

Na temelju istraživanja utjecaja AM na uzgoj krastavca za konzerviranje ('Levina' F1), Ister (2007) navodi da je u uvjetima bez navodnjavanja, gnojidbe i zaštite

ostvaren najviši tržni prinos plodova (36,67 t*ha^{-1}) kod biljaka inokulirane s *G. etunicatum (C. etunicatum)* te nešto manji (30,17 t ha^{-1}) kod onih inokuliranih s *G. mosseae (F. mosseae)* i nemikorizirane kontrole (29,30 t*ha^{-1}). Međutim, biljke mikorizirane kombinacijom gljiva *G. etunicatum* i *G. mosseae* ostvarile su najniži tržni prinos plodova (29,01 t*ha^{-1}), uz najniže vrijednosti mase i visine presadnica.

Istraživanjem u zaštićenom prostoru koje su proveli Salami i sur. (2005) analizirao se utjecaj mikorizne gljive *Glomus clarum* na rast presadnica rajčice u steriliziranim i nesteriliziranim tlima. Rezultati su pokazali najviše parametre rasta kod biljaka inokuliranim mikoriznim gljivama uzgajanima u steriliziranom tlu, a sljedeće najveće kod onih inokuliranih uzgojenih u nesteriliziranom tlu. Usvajanje hranjiva (N, P, K) pokazalo se značajno najvišim kod inokuliranih biljaka uzgajanih u steriliziranom tlu, a najnižim kod neinokuliranih biljaka u nesteriliziranom tlu. Općenito, biljke rajčice inokulirane mikorizom, bilo u steriliziranom ili nesteriliziranom tlu, pokazale su bolji rast u svim primijenjenim tretmanima. U svim pokusima na krastavcima na otvorenom koje je proveo Ortas (2010), iako je neinokulirana kontrola samostalno uspostavila mikoriznu simbiozu, inokulacija je rezultirala višim prinosom biljaka i boljom ishranom bilja.

Rezultati istraživanja Krištof (2014) na Vinogradarsko-vinarskom pokušalištu „Jazbina“ Agronomskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu pokazali su da je mikoriza pozitivno utjecala na povećanje prosječne mase grozda, prinosa po trsu, mase i broja bobica u grozdu kod sorata Cabernet sauvignon i Traminac. Pozitivno je utjecala na povećanje mase mesa u 100 bobica, povećanje udjela mesa u bobici i grozdu, a negativno na sadržaj šećera, udio peteljkovine u grozdu te na masu sjemenki u 100 bobica kod obje promatrane sorte. Brojne pozitivne utjecaje na vinovu lozu navode i Trouvelot i sur. (2015), poput poboljšanog rasta i ishrane, tolerantnosti na sušu, zaslanjenost, feroklorozu, toksicitet teških metala te bolesti korijena.

Na temelju analize nasumično odabranih 127 radova na temu inokulacije gljivama arbuskularne mikorize i pripadajućih 164 pokusa na biljkama iz 43 porodice (poglavito *Fabaceae, Asteraceae, Poaceae i Solanaceae*), Berruti i sur. (2015) zaključuju da inokulacija općenito ima vrlo pozitivan učinak na razvoj i produktivnost biljaka. Zapaženo je signifikantno povećanje biomase nadzemnog dijela i korijena, povećan prinos i poboljšana ishrana, a inokulacija u poljskim uvjetima pokazala se jednako učinkovitom kao inokulacija u zaštićenom prostoru.

Tolerantnost na sušu

AMF su se pokazale učinkovitim i održivim načinom poboljšanja tolerantnosti na sušu hortikulturnih usjeva poput voćaka, povrtnih i cvjetnih vrsta. AM gljive često induciraju promjene u arhitekturi korijenja biljaka, pogotovo u duljini, gustoći, promjeru i broju lateralnog korijenja. Poboljšana arhitektura korijena mikoriziranih biljaka dopušta hifama izvan korijena da se prošire izvan osiromašene zone rizosfere, te tako učinkovitije usvajaju vodu i teško pokretljiva hraniva (P, Zn, Cu) (Krishnakumar i sur. 2013).

U Tablici 3 vidljivo je kako je mikorizacija uvjetovala veću tolerantnost na stres uzrokovan sušom te povećane koncentracije hraniva u nadzemnom dijelu i parametre koji govore o dobroj prilagodbi biljke na stresne uvjete.

Tablica 3. Utjecaj inokulacije AMF na neke hortikulturne kulture u sušnim uvjetima (Rouphael i sur., 2015)

Table 3. Effects of inoculation with AMF on the performance of horticultural crops under drought conditions

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorrhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Rezultati istraživanja Results of research
Poncirus trifoliata	*G.versiforme*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Povećana svježa i suha tvar, lisna površina i usvajanje P, K i Ca Increased fresh and dry weight, leaf area of seedlings and uptake of P, K and Ca
Pistachia vera	*F. mosseae i R. interradices*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Više koncentracije P, K, Zn i Mn Higher P, K, Z and Mn concentrations
Solanum lycopersicum	*R. interradices*	Na otvorenom Open field	Tržni prinos veći 12-25% od kontrole, veće usvajanje N i P Marketable fresh yield was higher by 12-25% than control, higher uptake of N and P
Solanum lycopersicum	*F. mosseae, G. versiforme*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Prinos veći 19-32% od kontrole Yield increased by 19-32% than control
Cucumis melo	*F. mosseae, G. versiforme, R. intraradices*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Povećana tolerantnost, povećan rast, antioksidativna aktivnost, sadržaj topivih šećera Higher tolerance, higher growth responses, antioxidant activities, soluble sugars contents

Tablica 3. Nastavak

Table 3. Sequel

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorrhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Rezultati istraživanja Results of research
Capsicum annuum	*Glomus* mješavina *(G. albidium,G. claroides, G. diaphanum)*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Povećana tolerantnost, veći omjer korijena i izbojaka u usporedbi s kontrolom Higher tolerance, higher root-to-shoot ratio in comparison to control
Lactuca sativa	*R. intraradices*	Klijališna komora Growth chamber	Povećana tolerantnost, veća hidraulička aktivnost korijena, smanjena transpiracija, brža i bolja regulacija apscizinske kiseline u usporedbi s kontrolom Higher tolerance,higher values of root hydraulic activity, reduced transpiration, faster and better regulation of abscisic acid in comparison to control
Fragaria x ananassa	*F. mosseae, F. geosporus,* miješana inokulacija mixed inoculation	Zaštićeni prostor Greenhouse	Veći rast, prinos, SPAD indeks i učinkovitost korištenja vode Higher growth, yield, SPDA index and water use efficiency
Anthirhinum majus	*G. deserticola*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Biljke s većim prinosom cvjetova, suhe tvari u korijena i biljnih izdanaka, povećana tolerantnost na sušu zbog većeg usvajanja N, P, K, Ca i Mg Plants with higher flower yield, shoot and root dry matter, higher drought tolerance due to the higher uptake of N, P, K, Ca and Mg

Chitarra i sur. (2016) navode neke od mehanizama kojima biljke mogu nadvladati sušne uvjete: boljom regulacijom aktivnosti puči, hidrauličkih svojstava korijena te transportom vode od stanice do stanice preko membrana, umjesto apoplastom.

Učinak mikorize ipak veoma ovisi o okolišu i simbiontima. Isti su autori (Chitarra i sur., 2016) testirali učinak dvije mikorizne gljive (*Rhizophagus intraradices* i *Funneliformis mosseae*) na rajčicu (*Solanum lycopersicum* cv 'San Marzano nano') u

sušnim uvjetima, te došli do zaključka da kolonizacija korijena jednom od njih (*Rhizophagus intraradices)* može značajno poboljšati otpornost rajčice na vodni stres.

Navedena istraživanja i zaključci govore u prilog važnosti prilagodbe korištene mikorizne gljive ciljanoj kulturi kako bi se ostvarili blagotvorni učinci mikorizne simbioze.

Tolerantnost na zaslanjenost

Preko 20% navodnjavanih površina širom svijeta zahvaća problem zaslanjenosti (Baum i sur., 2015). Povećana koncentracija soli u tlu biljci smanjuje sposobnost apsorpcije vode, negativno utječe na metaboličke procese i osmotsku ravnotežu, usvajanje hraniva, hidrauličku provodljivost te mnoge druge procese koji onemogućuju pravilan rast i razvoj. Više koncentracije toksičnih iona poput Na^+ i Cl^- dovode do neravnoteže jer biljka smanjeno usvaja ostale ione poput K^+, Ca^{2+} i Mn^{2+}. U takvim je uvjetima primjena AMF moguća kako bi se ublažili negativni učinci stresa uzrokovanog zaslanjenjem (Elhindi i sur., 2017)

Iako salinitet može negativno utjecati na AMF, mnoga su istraživanja pokazala poboljšani rast mikoriziranih biljaka i u takvim uvjetima. Poboljšani rast biljaka u uvjetima zaslanjenja većinom se pripisuje poboljšanom usvajanju K, Ca i Mg i boljem K/Na i Ca/Na odnosu u biljci (Elhindi i sur., 2017), boljoj osmotskoj prilagodbi te većoj učinkovitosti fotosinteze i korištenja vode (Baum i sur., 2015).

Elhindi i sur. (2017) su koristeći AMF *Glomus deserticola* na bosiljku (*Ocimum basilicum* cv. Nano Compatt) pokazali da je u uvjetima zaslanjenosti mikorizacija povećala produktivnost biljke, sadržaj klorofila i učinkovitost korištenja vode. Također, u istraživanju koje su proveli Başak i sur. (2011) AM inokulirana rajčica cv. 'Aspendos' uzgojena u zaslanjenim uvjetima imala je veći udio klorofila te veću svježu masu stabljike i korijena.

U Tablici 4 moguće je zamijetiti pozitivan utjecaj inokulacije AMF na neke hortikulturne vrste. Biljke pritom primjenjuju različite mehanizme kako bi se obranile od osmotskog stresa i toksičnosti uzrokovane solima. Pri tome se posebno ističe AMF *R. intraradices*.

Tablica 4. Utjecaj inokulacije AMF na ponašanje nekih kultura u uvjetima suviška soli (prema Rouphael i sur., 2015)

Table 4. Effects of inoculation with AMF on the performance of horticultural crops under saline conditions

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorrhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Rezultati istraživanja Results of research
Podloge *Vitis spp.*	*R. intraradices*	Na otvorenom Open field	Inokulirane biljke u stanju zadržati u listu više koncentracije P i K, a niže Na i Cl, viši parametri rasta Inoculated plants were able to maintain higher concentrations of leaf P and K, and lower leaf Na and Cl accumulation leading to higher growth parameters
Citrus tangerine	*F. mosseae, Paraglomus occultum*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Poboljšana tolerantnost sadnica, bolji rast, morfologija korijena, pojačana fotosinteza, više K i Mg u listu, viši omjer K/Na, manje Na The salt tolerance of citrus seedlings was enhanced by with better plant growth, root morphology, photosynthesis and nutritional status, higher leaf K, Mg and K/Na ratio and lower Na
Olea europea	*F. mosse, R. intraradices, Claroideoglomus claroideum*	Zaštićeni prostor Na otvorenom Greenhouse Open field	Najmanje smanjenje proizvodnje biomase (-34%) u usporedbi s kontrolom (-78%) zahvaljujući usvajanju K, najefikasniji *F. mosseae* The lowest biomass production reduction (−34%) under salinity in comparison to control plants (−78%), with F. mosseae being the most efficient
Fragaria x ananassa	*F. caledonius, F. mosseae, R. irregularis, F. mosseae + R. regularis*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Pri nižoj zaslanjenosti parametre rasta najviše povećala mješavina AMF, pri višoj zaslanjenosti *R. irregularis* The mixture of two AMF increased growth parameters to a higher degree than the single species at low salinity, whereas at higher salinity *R. irregularis*

Tablica 4. Nastavak

Table 4. Sequel

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorrhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Rezultati istraživanja Results of research
Solanum lycopersicum	*F. mosseae*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Mikorizom ublaženo smanjenje prinosa plodova manjom akumulacijom Na, višim koncentracijama P i K u listu Mycorrhization alleviated salt induced reduction of fruit yield due to the lower accumulation of Na, higher leaf concentration of P, K
Solanum lycopersicum	*R. intraradices*	Klijališna komora Growth chamber	Viša biomasa od kontrole, manje H_2O_2 i peroksidacije lipida u izdancima – manja oksidativna šteta Higher biomass than the control, lower H_2O_2 and lipid peroxidation in shoots indicating - lower oxidative damage
Capsicum annuum	*R. clarum*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Poboljšani parametri rasta, smanjena propusnost stanične membrane Improved pepper key growth parameters, reduced cell membrane leakage
Cucurbita pepo	*R. intraradices*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Ublažen štetni učinak na rast i produktivnost, više K i Na u lisnom tkivu Alleviate effect on growth and productivity, more K and Na in the leaf tissue
Lactuca sativa	*R. intraradices*	Laboratorij/ Zaštićeni prostor Laboratory/ greenhouse	Poboljšana ekpresija gena LsPIP1, odgovornog za regulaciju propusnosti korijena za vodu – viša tolerantnost na osmotski stres uzrokovan solima Enhanced the expression of the gene LsPIP1, responsible of root water permeability regulation, thus tolerance osmotic stress by salt

Tablica 4. Nastavak

Table 4. Sequel

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorrhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Rezultati istraživanja Results of research
Lactuca sativa	*R. intraradices*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Ublažen negativni utjecaja saliniteta, povećana proizvodnja strigolaktona Alleviate the negative effects of salinity, increase in strigolactone production
Dianthus caryophyllus	*R. intraradices*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Zbog povećanog usvajanja N, P i Ca i manje toksičnih iona moguće je ublažavanje negativnog utjecaja saliniteta na ukrasnu vrijednost (broj cvjetova i boju) Due to increased of N, P, and Ca and the reduction of toxic ions (Na and Cl), may ameliorate the negative effects of salinity on ornamental value (flower size and colour)
Euonymus japonica	*Glomus iranicum var. tenuihypharum*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Povećanjem koncentracije P, Ca i K u listovima, povećani su i parametri rasta Increased plant growth parameters under reclaimed wastewater by increasing the P, Ca and K concentration in leaves

Toksične koncentracije teških metala u tlu

Do kontaminacije tala teškim metalima može doći zbog primjene mineralnih i životinjskih gnojiva, primjenom kanalizacijskog mulja i navodnjavanjem otpadnim vodama, atmosferskom depozicijom te iz mnogih drugih izvora. U teške metale ubrajaju se olovo (Pb), krom (Cr), arsen (As), cink (Zn), kadmij (Cd), bakar (Cu), živa (Hg) i nikal (Ni) (Wuana i Okieimen, 2011).

Kao jednu od strategija koju bi se moglo primjenjivati na područjima zagađenim teškim metalima, Trouvelot i sur. (2015) predlažu inokulaciju biljaka gljivama arbuskularne mikorize izoliranih iz metalima kontaminiranih tala koje su bolje prilagođene na takav tip stresa. AM gljive mogu tolerirati širok raspon koncentracija metala u tlu te primjenjuju brojne pasivne i aktivne molekularne procese kako bi održale homeostazu. Glavni pasivni mehanizam odgovoran za značajan postotak

zadržanih metala jest vezanje metala za stanične stijenke gljiva dok u citosolu na njih djeluju brojni helatori (metalotioneini, glutation). Transporteri za teške metale surađuju s helatorima unutar stanice kako bi se crpeći metal iz citosola aktivno smanjila razina metala. Usto, gljiva nastoji smanjiti slobodne radikale koje teški metali proizvode (Gonzalez-Guerrero i sur, 2009).

U Tablici 5. prikazan je utjecaj inokulacije gljivama arbuskularne mikorize na toksicitet nekih teških metala, naročito kadmija (Cd) (Rouphael i sur., 2015).

Poznato je da AMF mogu ublažiti usvajanje Cd i time njegov toksični utjecaj na biljku imobilizacijom u biomasi gljive. Osim toga, smatra se da glomalin kojeg u tlo luče AMF ima funkciju helatora metala, te tako može umanjiti njihovu dostupnost za biljke (Trouvelot i sur., 2015).

Tablica 5. Utjecaj inokulacije AMF na ponašanje nekih hortikulturnih biljaka uzgajanih u uvjetima teških metala (prema Rouphael i sur., 2015)

Table 5. Effects of inoculation with AMF on the performance of horticultural crops under heavy metal pollutants

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorrhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Utjecaj na kulture i tolerantnost na teške metale Impact on culture and tolerance of heavy metals
Apium graveolens	*G. macrocarpum*	Na otvorenom/ pokus u loncima Open field/pot experiment	Povećana biomasa u uvjetima suviška Cd, viša koncentracija klorofila i proizvodnja asimilata Enhanced the biomass production under Cd stress conditions, higher chlorophyll concentration and production of assimilates
Pisum sativum	*R. intraradices*	Klijališna komora Growth chamber	Ublažen negativni utjecaj Cd na parametre rasta, mikorizirano korijenje barijera za translokaciju teških metala u izdanke Mitigate the negative effect of Cd on growth parameters since mycorrhizal roots acts as barrier against heavy metal translocation to the shoot
Cijepljeni Solanum lycopersicum	*R. irregularis*	Zaštićeni prostor Greenhouse	AM gljive unutar korijena nisu uspjele zadržati Cd, došlo je do translokacije u nadzemni dio Cd could not be retained in intra-radical AM fungi, leading to translocation of Cd in the aerial parts

Tablica 5. Nastavak

Table 5. Sequel

Hortikulturna vrsta Horticultural species	Mikorizna vrsta Mycorrhizal species	Uzgojni uvjeti Growing conditions	Utjecaj na kulture i tolerantnost na teške metale Impact on culture and tolerance of heavy metals
Ocimum basilicum	*R. intraradices*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Smanjen prinos zbog povećane koncentracije Cd, Pb i Ni u izdancima/Pri visokim dozama u tlu inokulacija je smanjila koncentracije metala i blagotvorno djelovala na prinos Enhanced heavy metal concentration (Cd, Pb and Ni) in shoots thus decreasing yield, whereas at high soil dose inoculation reduced metal concentration in shoot with beneficial effect on yield
Tagetes erecta	*R. intraradices*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Povećana aktivnost antioksidativnih enzima CAT, SOD, POD i smanjena translokacija Cd u izdanke, povećana proizvodnja biomase Enhanced the activities of antioxidantenzymes CAT, SOD, POD and reduced translocation of Cd to shoots leading to a higher biomass production
Chrysanthemum maximum	*F. mosseae*	Zaštićeni prostor Greenhouse	Niža akumulacija Pb i Cd u izdancima, nije spriječena translokacija Zn Accumulated less Pb and Cu in the shoot whereas no exclusion effect was recorded for Zn

U većini primjera mikorizacija je uspjela ublažiti negativni utjecaj Cd na prinos i njegovu translokaciju u nadzemni dio. U slučaju rajčice, pri koncentraciji od 25 μM Cd nije bilo moguće zadržati u hifama unutar korijena ili skladištiti u vakuole. Rouphael i sur. (2015) navode kako je primijećeno kako pri nižim razinama teških metala mikoriza pokazuje povećano usvajanje, a pri višim koncentracijama u tlu ih imobilizira.

Otpornost na štetočinje

Mikorizirane biljke su otpornije – ne samo na napade štetočinja iz tla, već i na folijarne patogene i biljojedne kukce (Sanchez-Bel i sur., 2016). Većina istraživanja ukazuje na mehanizam inducirane rezistentnosti na napad (*mycorrhiza-induced resistance*, MIR), jer biljke mikorizirane AM gljivama mogu smanjiti opseg zaraze patogenom. Isti autori tako navode da rajčica kolonizirana AMF *Rhizophagus irregularis* pokazuje poboljšanu rezistentnost na nekrotrofni folijarni patogen *Botrytis cinerea*. Također, navode da biljke koje prežive kratkotrajni nedostatak N postaju podložnije napadu *B. cinerea*, a mikorizacija im pomaže ublažiti tu ranjivost.

Mikorizacija AMF može zaštititi biljke od nadzemnih i podzemnih uzročnika bolesti, a može suzbiti i napad nematoda koje parazitiraju na biljkama (Schouteden i sur., 2015).

Mogući mehanizmi kojima gljive arbuskularne mikorize to čine su:

- Inducirana sistemična rezistentnost (*Induced systemic resistance*, ISR) – lokalna i sistemična zaštita korijena, od korijena do izdanka
- Povećana tolerantnost – promjene u morfologiji korijena, više usvajanje hraniva, kompenzacija štete
- Direktna kompeticija – nadmetanje za mjesta infekcije i hraniva koje nudi domaćin
- Promjene u rizosfernim interakcijama – promjene u eksudatima korijena, utjecaj na to kako nematoda pronalazi domaćina, drugačiji mikrobiom rizosfere (Schouteden i sur., 2015).

Za zaštitu kulture od napada nematoda, od velikog je značaja vrijeme primjene mikoriznog inokuluma. U eksperimentalnim je uvjetima dokazana bolja zaštita od nematoda kada se se mikorizne gljive primijenile prije napada, a slabija kada su se mikoriza i nematode primijenile istovremeno, ili mikoriza nakon napada nematoda (Baum i sur., 2015).

U Tablici 6 prema Baum i sur. (2015) prikazani su zapaženi rezultati mikorizacije AMF na otpornost na nematode kod nekih povrtnih vrsta. Vidljivo je da su biljke ostvarile dobrobit mikorizacijom, bilo na agronomska svojstva poput ranijeg prinosa, bilo na biološkoj razini, kao pomoć biljci pri napadu nematoda.

Tablica 6. Utjecaj inokulacije povrtnih vrsta AM gljivama na njihovu otpornost na napade nematoda (Baum i sur., 2015)

Table 6. Effect of inoculation of vegetable crops with AMF on the resistance of the host plant to nematode attacks

Biljka domaćin Host plant	Inokulant Inoculum	Vrsta nematode Nematode species	Rezultat Result
Citrullus lanatus	*Glomus spp.*	*Meloidogyne incognita*	Nije bilo utjecaja na napade nematoda, ali biljke su se brže razvile i zabilježen je raniji prinos There was no impact on the nematode attacks, but early plant estabilishment and the earlier yield was recorded
Cucumis sativus	*Glomus intraradices,* *G. mosseae,* *G. versiforme*	*Meloidogyne incognita*	Smanjen je broj jajašaca po korijenovom sustavu i broj ženskih nematoda Decreased number of eggs per root system
Solanum lycopersicum cv. Marmande	*Glomus mosseae*	*Meloidogyne incognita*	Smanjena je mobilnost nematoda i smanjena je njihova penetracija korijena Decreased nematodes mobility and penetration of roots

Primjena mikorize u održivoj poljoprivredi

Rillig i sur. (2016) predviđaju da će se u kontekstu klimatskih promjena, kako bi se podmirile potrebe rastuće ljudske populacije, proizvodnja hrane vjerojatno morati povećavati i istovremeno minimizirati svoj negativni utjecaj na okoliš. Iz perspektive održive poljoprivrede, ponovna uspostava prirodne razine bogatstva AMF valjana je alternativa konvencionalnim gnojidbenim praksama (Berruti i sur., 2016).

Održiva poljoprivreda temelji se na zaštiti tla, vode, biljne i životinjske raznovrsnosti, uz primjenu odgovarajućih tehničkih mjera, postizanje ekonomske opstojnosti i socijalnu prihvatljivost. Ima sljedeće ciljeve:

- održati ili povećati plodnost tla,
- smanjiti ulaganja u gospodarstva,
- smanjiti rizike za okoliš,
- povećati kvalitetu,
- održati dostignutu razinu i trend rasta proizvodnje.

Za ispunjenje tih ciljeva neophodno je poznavanje kompleksnih odnosa koji vladaju u agroekosustavu na svim razinama te primjena novih bioorijentiranih tehnologija, poput mikoriznih cjepiva (Karoglan, 2014). Glavna strategija kojoj se u tom slučaju pribjegava jest izravna reintrodukcija inokuluma u tlo. Međutim, budući da različite biljne vrste različito reagiraju na istu mješavinu AMF, nije moguće predvidjeti uspješnost (Berruti i sur., 2016). Kako bi se mikorize mogle koristiti u biljnoj proizvodnji, potrebna je dosljednost odgovora na inokulaciju. Herrera-Peraza i sur. (2011) otkrili su kako reakcija koju soj gljiva arbuskularne mikorize proizvede u biljci ovisi i o svojstvima tla u koje je gljiva introducirana. To znači da soj AM gljiva ne samo da mora biti visoke učinkovitosti, već mora i moći funkcionirati u uvjetima tla u koji je introduciran, a njihov odabir temeljen na ciljanom tlu može biti ključan za dosljedne učinke cjepiva.

Iako je proizvodnja i aplikacija mikoriznog inokuluma najčešće prepoznata mikorizna tehnologija, Rillig i sur. (2016) predlažu sljedeći set mjera kojima bi se moglo optimizirati lokalne mikorize i postići održivost agroekosustava – povećavajući dobrobit od mikorize unutar danih socioekonomskih ograničenja.

1. Monitoring – procjenu brojnosti i raznolikosti mikoriznih gljiva u poljskim uvjetima
2. Menadžment – kompleksni skup mjera kojima se može utjecati na obilnost mikoriza, poput sljedećih agronomskih praksi: rotacija usjeva, oranje, primjena gnojiva i ostalih dodataka, te ciljanih pristupa poput inokulacije sojevima mikoriznih gljiva ili bakterijama koje potpomažu mikorizaciju
3. Baze podataka – stvaranje dinamičnih repozitorija informacija vezanih za određene lokacije koji povezuju položaje s brojnosti mikoriza i njihovim funkcioniranjem
4. Oplemenjivanje bilja – uzimajući u obzir odgovor na gljive arbuskularne mikorize i bioraznolikost tijekom oplemenjivačkih programa
5. „Mikoinženjerstvo“ – koristiti one članove zajednice mikoriznih gljiva sa željenim svojstvima.

Zaključak

Na temelju pregleda literature može se zaključiti da upotrebom odgovarajuće mikorizne vrste na odgovarajućoj hortikulturnoj vrsti može doći do poboljšane ishrane bilja (što se pogotovo primjećuje u suboptimalnim uvjetima) te do povišenih parametara rasta i prinosa. Osim poboljšanih agronomskih svojstava, mikorizacijom biljke mogu steći povišenu tolerantnost na abiotske stresove poput suše, teških

metala i zaslanjenosti te na napade štetočinja poput lisnih patogena i nematoda. Kako bi se postigao blagotvorni učinak mikorizne inokulacije na kulture potrebno je primijeniti gljivu prikladnu i za određeni tip tla. Potencijal mikorize mogao bi se iskoristiti i inokulacijom sojevima gljiva, ekološki prilagođenim uvjetima stresa te brigom za mikorizne gljive, već prisutne u poljoprivrednim tlima.

Literatura

Aka-Kaçar, Y., Akpinar, C., Agar, A., Yalcin-Mendi, Y., Serce, S., Ortas, I. (2010) The effect of mycorrhiza in nutrient uptake and biomass of cherry rootstocks during acclimatization. Romanian Biotechnological Letters, 15 (3), 5246-5252.

Başak, H., Demir, K., Kasim, R., Okay, F.Y. (2011) The effect of endomycorrhiza (VAM) treatment on growth of tomato seedling grown under saline conditions. African Journal of Agricultural Research, 6, 2532-2538.

Baum, C., El-Tohamy, W., Gruda, N. (2015) Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: a review. Scientia Horticulturae, 187, 131-141. DOI: https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.03.002

Berruti, A., Lumini, E., Balestrini, R., Bianciotto, V. (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. Frontiers in Microbiology, 6, 1559. DOI: 10.3389/fmicb.2015.01559

Brundrett, M. (1991) Mycorrhizas in natural ecosystems. Advances in Ecological Research, 21, 171-313. DOI: http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60099-9

Bücking, H., Liepold, E., Ambilwade, P. (2012) The role of the mycorrhizal symbiosis in nutrient uptake of plants and the regulatory mechanisms underlying these transport processes. In: N.K. Kumar, S.C. Sahu, eds. (2012) Plant science. Rijeka: InTech. 107-138.

Chitarra, W., Pagliarani, C., Maserti, B., Lumini, E., Siciliano, I., Cascone, P., Schubert, Gambino, A.G., Balestrini, R., Guerrieri, E. (2016) Insights on the impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on tomato tolerance to water stress. Plant Physiology, 171 (2), 1009-1023. DOI: 10.1104/pp.16.00307

Elhindi, K.M., El-Din, A.S., Elgorban A.M. (2017) The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). Saudi Journal of Biological Sciences, 24, 170-179. DOI: https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2016.02.010

García, I.V., Mendoza, R.E. (2009) Arbuscular mycorrhizal fungi and plant symbiosis under stress conditions: Ecological implications of drought, flooding and salinity. In: M. Rai, P.D. Bridge, eds. (2009) Applied mycology. Wallingford: CAB International. 17-37.

Gaur, A., Varma, A. (2007) Research methods in arbuscular mycorrhizal fungi. In: A. Varma, R. Oelmuller, eds. (2007) Advanced techniques in soil microbiology. 377-396. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-540-70865-0_25

Gonzalez-Guerrero, M., Benabdellah, K., Ferrol, N., Azcon-Aguilar, C. (2009) Mechanisms underlying heavy metal tolerance in arbuscular mycorrhizas. In: C. Azcón-Aguilar, J.M. Barea, S. Gianinazzi, V. Gianinazzi-Pearson, eds. (2009) Mycorrhizas – functional processes and ecological impact, 107-122. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-540-87978-7_8

Gregory, P.J. (2006) Plant roots: growth, activity and interaction with soils. Oxford: Blackwell Publishing Ltd. DOI: 10.1093/aob/mcm099

Habte, M. (2000) Mycorrhizal fungi and plant nutrition. In: J.A. Silva, R. Uchida, eds. (2000) Plant nutrient management in Hawaii's soils, approaches for tropical and subtropical agriculture. College of tropical agriculture and human resources, University of Hawaii at Manoa, 127-131.

Habte, M., Osorio N.W. (2001) Arbuscular mycorrhizas: Producing and applying arbuscular mycorrhizal inoculum. Honolulu: University of Hawaii.

Herrera-Peraza, R.A., Hamel, C., Fernandez, F., Ferrer, R.L., Furrazola, E. (2011) Soil-strain compatibility: the key to effective use of arbuscular mycorrhizal inoculants? Mycorrhiza, 21 (3), 183-193. DOI: 10.1007/s00572-010-0322-6

Ister, M. (2007) Primjena mikorize u uzgoju krastavca. Zagreb: Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet.

Johnson, N.C., Graham, J.H., Smith, F.A. (1997) Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism – parasitism continuum. New Phytologist, 135, 575-585. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x

Karoglan, M. (2014) Uloga mikorize u suvremenom uzgoju bilja. Poljoprivredni glasnik, 7, 27-31.

Krishnakumar, S., Balakrishnan, N., Muthukrishnan, R., Kumar, S.R. (2013) Myth and mystery of soil mycorrhiza: a review. African Journal of Agricultural Research, 8 (38), 4706-4717.

Krištof, E. (2014) Utjecaj mikorize na mehanički i kemijski sastav grožđa cv. Cabernet sauvignon i Traminac (*Vitis vinifera* L.). Zagreb: Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet.

Mayor, J., Bahram, M., Henkel, T., Buegger, F., Pritsch, K., Tedersoo, L. (2014) Ectomycorrhizal impacts on plant nitrogen nutrition: emerging isotopic patterns, latitudinal variation and hidden mechanisms. Ecology Letters, 18, 96-107. DOI: 10.1111/ele.12377

Meir, D., Pivonia, S., Levita, R., Dori, I., Ganot, L., Meir, S., Salim, S., Resnick, N., Wininger, S., Shlomo, E., Koltai, H. (2010) Application of mycorrhizae to ornamental horticultural crops: Lisianthus (*Eustoma grandiflorum*) as a test case. Spanish Journal of Agricultural Research, 8, 5-10. DOI: 10.5424/sjar/201008S1-1221

Menge, J.A. (1985) Mycorrhiza Agriculture Technologies. In: C. Elfring, ed. (1985) Innovative biological technologies for lesser developed countries – Workshop Proceedings, 185-203.

Novak, B. (1997) Učinkovitost endomikorize na neke povrtne kulture. Zagreb: Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet.

Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K., Alves da Silva, G. (2011) Advances in glomeromycota taxonomy and classification. IMA Fungus 2 (2), 191-9. DOI:10.5598/imafungus.2011.02.02.10

Ognjenović, T. (2010) Utjecaj mikorize na rast i cvatnju kadifice. Zagreb: Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet.

Ortas, I. (2010) Effect of mycorrhiza application on plant growth and nutrient uptake in cucumber production under field conditions. Spanish Journal of Agricultural Research, 8, 116-122.

Paliska-Smoković, K. (2016) Utjecaj mikorize i gnojidbe na rast i razvoj pelargonije (*Pelargonium zonale*). Zagreb: Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet.

Pringle, A., Wolfe, B., Vellinga, E. (2011) Mycorrhizae. In: D. Simberloff, M. Rejmanek, eds. (2011) Encyclopedia of biological invasions. Berkeley, CA: University of California Press, 468-471.

Rasmussen, H.N., Dixon, K.W., Jersáková, J., Těšitelová T. (2015) Germination and seedling establishment in orchids: a complex of requirements. Annals of Botany, 116, 391-402. DOI: 10.1093/aob/mcv087

Rillig, M.C., Sosa-Hernández, M.A., Roy, J., Aguilar-Trigueros, C.A., Vályi, K., Lehmann, A. (2016) Towards an integrated mycorrhizal technology: harnessing mycorrhiza for sustainable intensification in agriculture. Frontiers in Plant Science, 7, 1625. DOI: 10.3389/fpls.2016.01625

Rouphael, Y., Franken, P., Schneider, C., Schwarz, D., Giovannetti, M., Agnolucci, M., de Pascale, S., Bonini, P., Colla, G. (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi act as biostimulants in horticultural crops. Scientia Horticulturae, 196, 91-108. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.002

Salami, A.O., Oyetunji, O.J., Igwe, N.J. (2005) An investigation of the impact of *Glomus clarum* (mycorrhiza) on the growth of tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) on both sterilized and non-sterilized soils. Archives of Agronomy and Soil Science, 51, 579-558. DOI: http://dx.doi.org/10.1080/03650340500282071

Sanchez-Bel, P., Troncho, P., Gamir, J., Pozo, M.J., Camañes, G., Cerezo, M., Flors, V. (2016) The nitrogen availability interferes with mycorrhiza-induced resistance against *Botrytis cinerea* in tomato. Frontiers in Microbiology, 7, 1598. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01598

Schouteden, N., de Waele, D., Panis, B., Vos, C.M. (2015) Arbuscular mycorrhizal fungi for the biocontrol of plant-parasitic nematodes: A review of the mechanisms involved. Frontiers in Microbiology, 6, 1280. DOI: 10.3389/fmicb.2015.01280

Schüßler, A., Walker, C. (2010) The glomeromycota. A species list with new families and new genera. Arthur Schüßler & Christopher Walker, Gloucester. Available at: http://www.amf-phylogeny.com/ [Accessed at May 1 2017]

Selosse, M.A. (2014) The latest news from biological interactions in orchids: in love, head to toe. New Phytologist, 202, 337-340. DOI: 10.1111/nph.12769

Smith, S.E., Read, D.J. (2008) Mycorrhizal symbiosis. London: Academic Press.

Sullia, S.B. (1991) Use of vesicular-arbuscular mycorrhiza (VAM) as biofertilizer for horticultural plants in developing countries. In: J. Prakash, R.L.M. Pierik, eds. (1991) Horticulture – New technologies and applications. 49-53. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-011-3176-6_8

Trouvelot, S., Bonneau, L., Redecker, D., van Tuinen, D., Adrian, M., Wipf, D. (2015) Arbuscular mycorrhiza symbiosis in viticulture: a review. Agronomy for sustainable development, 35 (4). DOI: https://doi.org/10.1007/s13593-015-0329-7

Vohník, M., Sadowsky, J.J., Kohout, P., Lhotáková, Z., Nestby, R., Kolařík, M. (2012) Novel root-fungus symbiosis in *Ericaceae*: Sheathed ericoid mycorrhiza formed by a hitherto undescribed Basidiomycete with affinities to Trechisporales. PLoS ONE, 7 (6), e39524. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039524

Watkinson, J.I. (2002) Biology of orchids and of orchid mycorrhizal interactions. In: Characterization of two genes, trehalose-6-phosphate synthase/phosphatase and nucleotide binding protein, shown to be differentially regulated in roots of *Cypripedium parviflorum* var. *pubescens* grown with a mycorrhizal fungus *Thanatephorus pennatus*. VirginiaTech.

Wuana, R.A., Okieimen, F.E. (2011) Heavy metals in contaminated soils: a review of sources, chemistry, risks and best available strategies for remediation. ISRN Ecology 2011, 402647.